

МИКОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 582.287.238

EDN VIXHMY

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-89-102



Мониторинг эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов (подзона южной тайги, Пермский край, Россия)

Александр Сергеевич Шишигин^{1✉}, Виталий Сергеевич Боталов²

^{1✉} Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, Пермь, Россия, shishigin1992@mail.ru

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия, vitalywc@yandex.ru

Аннотация. Подведены итоги многолетнего мониторинга биоты эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов Пермского края. Исследования проводились стационарным методом на учетных площадях размером 50 × 20 м, заложенных по одной в исследуемых типах леса – ельнике приручевом и ельнике кисличном. Работа осуществлялась в три периода: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг. В каждый год наблюдений по 4 раза с интервалом в 10 дней собирались все плодовые тела грибов, учитывалось их число и воздушно-сухая биомасса. К настоящему времени выявлено от 80 (ельник кисличный) до 124 (ельник приручевой) видов и внутривидовых таксонов эктомикоризных грибов. Большинство выявленных видов относится к семействам *Cortinariaceae*, *Russulaceae* и *Tricholomataceae*, что характерно для бореальной зоны. Наибольшее число выявленных видов (72.6–75.0%) обнаруживалось от 2 до 9 раз, а 2–3% из них были постоянными, встречались ежегодно. Отмечена относительная стабильность видового состава сосудистых растений (коэффициенты Жаккара ($J \times 100$): $J = 69–88$) во времени и зафиксированы более значительные изменения видового состава микоризообразователей ($J = 32–52$). Продуктивность эктомикоризных грибов в исследуемых ценозах различается по годам и периодам наблюдений. Наибольшее число базидиом зафиксировано для ельника кисличного, а их наибольшая биомасса – для ельника приручевого. Для биоты микоризообразователей как по числу (индекс Шеннона: $H = 1.27$), так и по биомассе ($H = 1.54$) базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник приручевый. Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в июне благоприятствует «плодоношению» микоризообразователей в августе в ельнике кисличном ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$).

Ключевые слова: эктомикоризные агарикоидные базидиомицеты, мониторинг, ельник приручевый, ельник кисличный, экология грибов

Для цитирования: Шишигин А. С., Боталов В. С. Мониторинг эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов (подзона южной тайги, Пермский край, Россия) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 89–102. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-89-102>.

MYCOLOGY

Original article

Monitoring of ectomycorrhizal fungi in some types of spruce forests (Subzone of the Southern Taiga, Perm Territory, Russia)

Alexander S. Shishigin^{1✉}, Vitaly S. Batalov²

^{1✉} Perm State Humanitarian Pedagogical University, Perm, Russia, shishigin1992@mail.ru

² Perm State University, Perm, Russia, vitalywc@yandex.ru

Abstract. The results of long-term monitoring of ectomycorrhizal fungi biota in some types of spruce forests of Perm Krai are summarized. The studies were conducted using a stationary method on 50 × 20 m accounting plots, one in each of the studied forest types: spruce forest at the brook, sorrel spruce forest. The work was carried out in three periods: I – 1975–1977, II – 1994–1996, III – 2010–2012. In each year of observations, all fruiting bodies of fungi were collected 4 times with an interval of 10 days, their number and air-dry biomass were taken into account. To date, from 80 (sorrel spruce forest) to 124 (spruce forest at the brook) species and intra-specific taxa of ectomycorrhizal fungi have been identified in the studied biogeocenoses. Most of the identified

species belong to the families *Cortinariaceae*, *Russulaceae* and *Tricholomataceae*, which is typical of the boreal zone. The greatest number of identified species (72.6–75.0%) were found from 2 to 9 times, and 2–3% of them were constant and occurred annually. Relative stability of the species composition of higher vascular plants (Jaccard index $\times 100$: $J = 69$ – 88) over time was noted, and more significant changes in the species composition of mycorrhiza-forming fungi ($J = 32$ – 52) were recorded. The productivity of ectomycorrhizal fungi in the studied cenoses varies by years and observation periods. The largest number of basidiomes was recorded for wood sorrel spruce forest, and their largest biomass was recorded for spruce forest at the brook. The spruce forest at the brook was the most favorable for the biota of ectomycorrhizal fungi, both in number (Shannon index: $H = 1.27$) and in biomass ($H = 1.54$), during all the research, since the biota of ectomycorrhizal fungus of the specified cenosis was more diverse and its components were most aligned. It was found that an increase in the average monthly air temperature in June favors the "fruiting" of mycorrhiza-forming fungi in August in the wood sorrel spruce forest ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$).

Keywords: ectomycorrhizal agaricoid basidiomycetes, monitoring, spruce forest at the brook, sorrel spruce forest, ecology of fungi

For citation: Shishigin A. S., Botalov V. S. [Monitoring of ectomycorrhizal fungi in some types of spruce forests (Sub-zone of the Southern Taiga, Perm Territory, Russia)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 89–102. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-89-102>.

Введение

Агарикоидные базидиомицеты играют огромную роль в функционировании природных экосистем. Особую значимость из них представляют эктомикоризные грибы, вступающие с высшими растениями в консортивные отношения в форме микосимбиотрофизма. Микоризообразователи распространены в лесных экосистемах и составляют значительную часть от общего числа обитающих в них агарикоидных базидиомицетов [Переведенцева, 1999; Фомина, 2000, 2001; Straatsma, Ayer, Egli, 2001; Straatsma, Krisai-Greilhuber, 2003; Воронина, 2004; Шубин, 2009; Botalov, Perevedentseva, Shishigin, 2018, 2020; Шишигин, 2021]. «Плодоношение» эктомикоризных грибов является показателем дополнительного получения углеводов и повышения интенсивности фотосинтеза у древесных растений [Шубин, 2009]. Все микоризообразующие грибы оказывают существенное влияние на минеральное питание и водный баланс древесных растений, а также играют огромную роль в биохимических циклах важнейших химических элементов в лесных биогеоценозах. Они задействованы в круговороте азота, фосфора и калия [Селиванов, 1981; Шубин, 2010; Смит, Рид, 2012; Иванов, 2014, 2016].

Большой интерес представляют исследования эктомикоризных грибов в климаксных сообществах, которые имеют довольно стабильный видовой состав высших растений, в особенности древесных пород. В подзоне южной тайги Пермского края климаксными сообществами являются еловые леса. В связи с этим целью нашей работы является мониторинг эктомикоризных грибов в ельнике приручьевом и ельнике кисличном. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) выявление видового состава эктомикоризных грибов в еловых лесах; 2) проведение анализа таксономической структуры микоризообразователей; 3) определение доминирующих видов грибов по числу базидиом и их биомассе; 4) выявление зависимости «плодоношения» эктомикоризных грибов от количества осадков и температуры воздуха.

Материал и методы исследования

В Пермском крае (Добрянский городской округ, ООПТ «Верхняя Кважва») в лесных ценозах с 1975 г. проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов стационарным методом, позволяющим количественно оценить и выявить структуру грибного компонента, что необходимо для понимания развития природных экосистем. Микоэкологические наблюдения нами проводились в 2010–2012 гг. в ельнике приручьевом и ельнике кисличном подзоны южной тайги Пермского края. Для выявления изменений, происходящих в структуре биоты эктомикоризных грибов за продолжительный период времени, полученные нами данные (III – период: 2010–2012 гг.) сравнивались с результатами предыдущих наблюдений, проведенных Л.Г. Переведенцевой [1999] (I – период: 1975–1977; II – период: 1994–1996 гг.). Геоботаническое описание было выполнено согласно В.Н. Сукачёву, Е.Н. Зонну [1961]. Латинские названия сосудистых растений приводятся по Иллюстрированному определителю растений Пермского края [2007].

Эколого-ценотическая характеристика исследуемых биогеоценозов

Ельник приручьевой ($58^{\circ}23'6''$ с.ш.; $56^{\circ}21'55''$ в.д.) – коренное сообщество, возраст древостоя которого составляет 120–135 лет. Биогеоценоз расположен в долине лесной р. Кважевки. Состав леса 9Е1П+Б. Сомкнутость крон 0.5. Подрост образован *Picea obovata* Ledeb и *Abies sibirica* Ledeb. Кустарниковый ярус представлен такими видами, как *Lonicera xylosteum* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ribes nigrum* L. и *R. spicatum* Robson. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 80–90%, где преобла-

дают *Dryopteris carthusiana* Vill., *Oxalis acetosella* L. и *Stellaria nemorum* L. Моховой покров представлен зелёными мхами, растущими на стволах и около стволов деревьев, реже они встречаются на почве. Валежника много. Почва пойменная, аллювиально-слоистая, легкосуглинистая.

Ельник кисличный (58°23'47" с.ш.; 56°22'9" в.д.) – коренное сообщество, расположенное на равнинной местности, возраст деревьев которого составляет 135 лет. Состав древостоя 5Е2П2Лп1Б. Сомкнутость крон 0.6. Подрост состоит из *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. Кустарниковый ярус образован такими видами как *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* и *Padus avium* Mill. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 70–80%, где доминируют *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria nemorum* и *Gymnocarpium dryopteris* L. Моховой покров состоит из зеленых мхов, растущих около стволов и на стволах деревьев, реже они встречаются на почве. Лишайники обнаружены на стволах деревьев, а также на валежнике, которого очень много. Почва песчаная, дерново-сильнопodzolistая.

По периодам исследований в изучаемых биогеоценозах выявлялось от 39 (ельник кисличный) до 64 (ельник приручьевой) видов сосудистых растений. Их видовой состав со временем оставался относительно стабильным (ельник приручьевой: $J_{I-II} = 88$, $J_{II-III} = 69$, $J_{I-III} = 69$; ельник кисличный: $J_{I-II} = 79$, $J_{II-III} = 73$, $J_{I-III} = 75$). Видовой состав древесного яруса в исследуемых биогеоценозах с 1975 по 2012 гг. оставался неизменным.

Методы исследований

1) *Учёт видовой разнообразия, биомассы и числа плодовых тел грибов.* В исследуемых биогеоценозах на пробных площадях размерами 50×20 м (1000 м²), заложенных ещё в 1975 г. Л.Г. Переведенцевой, в августе, один раз в декаду (три посещения с интервалом в 10 дней) проводился учет видовой разнообразия, а также числа и биомассы плодовых тел агарикоидных грибов. Дополнительно, однократно, в сентябре изучался их видовой состав. Для учета числа и биомассы базидиом грибов проводился сбор всех плодовых тел на каждой учетной площади. Затем базидиомы каждого вида взвешивались и проводился пересчет на воздушно-сухую массу, учитывая, что воздушно-сухая масса составляет 10% от свежих базидиом грибов.

2) *Изучение микропризнаков и идентификация грибов.* Идентификация грибов осуществлялась на световых микроскопах: ZEISS Axio Imager A2 и Olympus BX51M. В работе были использованы современные определители, монографии, атласы и справочные пособия зарубежных и отечественных авторов.

3) *Мониторинг биоты эктомикоризных грибов.* Для оценки сходства видовой состава грибов по периодам наблюдений использовался коэффициент Жаккара ($J \times 100$) [Грейг-Смит, 1967; Леонтьев, 2008]:

$$J = \frac{c}{a+b-c} \times 100,$$

где J – индекс общности; c – число общих видов в двух сравниваемых биогеоценозах; a, b – число видов грибов в каждом из ценозов.

В качестве меры разнообразия сравниваемых биот исследуемых биогеоценозов использовался индекс Шеннона, описывающий два ее основных аспекта – богатство и сложность [Леонтьев, 2008]:

$$H = -\sum p_i \lg p_i,$$

где H – индекс Шеннона; p_i – относительное обилие каждого вида:

$$p_i = n_i / N,$$

где n_i – число базидиом (или биомасса базидиом) одного вида; N – общее число базидиом (или биомасса базидиом) в биогеоценозе.

Доминирующие виды грибов устанавливались по числу базидиом (шт./га) и по их воздушно-сухой биомассе (кг/га). Для выявления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования [Vochus, Babos, 1960]:

$$D = a / b \times 100,$$

где D – индекс доминирования; a – число базидиом (или биомасса) грибов данного вида; b – число базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади. К доминантам отнесены лишь те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный 5 или более, что составляет 5 % или более от общего числа плодовых тел или их биомассы.

Принадлежность грибов к эколого-трофическим группам устанавливалась по шкале, предложенной А.Е. Коваленко [1980] с дополнениями некоторых авторов [Столярская, Коваленко, 1996; Морозова, 2001].

Влияние некоторых метеорологических показателей (по данным метеостанции г. Добрянки) на биоту эктомикоризных грибов изучалось с помощью корреляционного анализа. В качестве климатических показателей взяты: средняя месячная температура воздуха с мая по сентябрь (°C); сумма осадков (мм) по месяцам с мая по сентябрь; сумма осадков (мм) за май-сентябрь; сумма осадков (мм) и средняя температура воздуха (°C) по декадам августа. В качестве характеристик биоты эктомикоризных грибов взяты: 1) число видов за август-сентябрь; 2) число и биомасса базидиом грибов (за август в целом, а также по декадам августа). Математическая обработка осуществлялась при помощи программ Microsoft Office

Excel 2016 и StatSoft Statistica 10. Корреляционный анализ проводился с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s) [Трухачева, 2013].

Результаты и их обсуждение

Биота эктомикоризных грибов исследуемых еловых лесов довольно разнообразна. Далее приведен список видов, составленный по системе, принятой М. Moser [1983] с некоторыми дополнениями [Переведенцева, 1999]. Для каждого вида приводится латинское название. В скобках указаны синонимы грибов, соответствующие современной классификации [Mycobank Databases]. Римскими цифрами обозначены месяцы вегетационного периода. Хозяйственная значимость: съед. – съедобный, несъед. – несъедобный, яд. – ядовитый. Арабскими цифрами обозначен период выявления вида: 1 – в 1975–1977 гг., 2 – в 1994–1996 гг., 3 – в 2010–2012 гг. Место нахождения: ЕПР – ельник приручьевой, ЕК – ельник кисличный. Новые виды для Пермского края: ▲.

Аннотированный список видов эктомикоризных грибов

AGARICALES Clements

Amanitaceae R. Heim ex Pouzar: *Amanita battarrae* (Boud.) Bon – VII–IX, съед., ЕПР (2, 3), ЕК (2); *A. crocea* (Quél.) Singer – VIII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *A. fulva* Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *A. muscaria* (L.) Lam. – VII–IX, яд., ЕПР (1), ЕК (1, 3); *A. porphyria* Alb. & Schwein. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *A. regalis* (Fr.) Michael. – VIII–IX, яд., ЕПР (1, 3); *A. rubescens* Pers. – VIII–IX, съед., ЕПР (1), ЕК (3); *A. rubescens f. annulosulfurea* (Gillet) J.E. Lange – VIII–IX, съед., ЕПР (1); *A. vaginata* (Bull.) Lam. – VIII–IX, съед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 2).

Cortinariaceae R. Heim ex Pouzar: *Cortinarius acutus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕК (2, 3); *C. albidus* Peck – VIII–IX, несъед., ЕК (3); *C. alboviolaceus* (Pers.) Fr. – VII–IX, съед., ЕК (3); *C. anomalus* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (2, 3), ЕК (1); *C. argentatus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (3); *C. argutus* Fr. (= *Phlegmacium argutum* (Fr.) Niskanen & Liimat.) – VIII, несъед., ЕПР (2); *C. armeniacus* (Schaeff.) Fr. – VII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *C. armillatus* (Fr.) Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1, 3); *C. atropusillus* Favre – VIII–IX, несъед., ЕПР (2, 3) ▲; *C. betuletorum* M.M. Moser ex M.M. Moser – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 3); *C. bolaris* (Pers.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3); *C. brunneus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (3); *C. candelaris* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3). *C. castaneus* (Bull.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. cinnamomeoluteus* P.D. Orton – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *C. cinnamomeus* (L.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 2); *C. collinitus* (Sowerby) Gray – VIII–IX, съед., ЕПР (1); *C. decipiens* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕК (3); *C. decoloratus* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3), ЕК (3); *C. duracinus* Fr. – VIII, несъед., ЕПР (1); *C. gentilis* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3), ЕК (3); *C. glandicolor* (Fr.) Fr. (= *C. brunneus var. glandicolor* (Fr.) H. Lindstr. & Melot) – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. hemitrichus* (Pers.) Fr. – VII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *C. hoefii* (Weinm.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *C. impennis* Fr. – VIII, несъед., ЕК (2); *C. incisus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1); *C. jubarinus* Fr. – VIII, несъед., ЕК (3); *C. leucopus* (Bull.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕК (3), ▲; *C. megalosporus* Singer – VIII–IX, несъед., ЕПР (3), ЕК (2, 3); *C. nemorensis* (Fr.) J.E. Lange – VIII, несъед., ЕПР (1, 2); *C. obtusus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2); *C. paragaudis* Fr. – VIII, несъед., ЕПР (1); *C. pholideus* (Lilj.) Fr. – VIII, съед., ЕПР (1); *C. privignoides* Rob. Henry – VIII, несъед., ЕК (3); *C. rigidus* (Scop.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3), ЕК (2, 3); *C. sanguineus* (Wulfen) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. scandens* Fr. – IX, несъед., ЕПР (3); *C. semisanguineus* (Fr.) Gillet – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. torvus* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3), ▲; *C. trivialis* J.E. Lange – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3); *C. tubulipes* J. Favre – VIII, несъед., ЕК (3), ▲; *C. uraceus* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (2, 3); *C. violaceus* (L.) Gray – VII–VIII, несъед., ЕК (1, 3); **Hebeloma claviceps** (Fr.) Quél. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2); *H. crustuliniforme* (Bull.) Quél. – VII–IX, несъед., ЕПР (1, 2), ЕК (2, 3); *H. hiemale* Bres. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2, 3), ЕК (3); *H. pusillum* J.E. Lange – VIII, несъед., ЕПР (3), ЕК (2); *H. sacchariolum* Quél. – VIII, несъед., ЕПР (2); *H. sinapizans* (Paulet) Gillet – VII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (1); **Inocybe assimilata** Britzelm. – VII–IX, яд., ЕПР (1–3); *I. bongardii* (Weinm.) Quél. (= *Inosperma bongardii* (Weinm.) Matheny & Esteve-Rav.) – VII–VIII, несъед., ЕПР (1, 3); *I. flocculosa* Sacc. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1), ЕК (1–3); *I. geophylla* (Sowerby) P. Kumm. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *I. glabripes* Ricken – VIII, несъед., ЕПР (3); *I. hirtella* Bres. – VIII, несъед., ЕК (3), ЕПР (3); *I. jacobi* Kühner (= *Inocybe rufoalba* Sacc.) – VIII, несъед., ЕПР (3); *I. lanuginosa* (Bull.) P. Kumm. – VIII, яд., ЕК (1–3); *I. muricellata* Bres. – IX, несъед., ЕПР (3); *I. paludinella* (Peck) Sacc. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *I. pseudodistricta* Stangl & J. Veselský – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *I. rimosa* (Bull.) P. Kumm. (= *Pseudosperma rimosum* (Bull.) Matheny & Esteve-Rav.) – VII–IX, яд., ЕПР (1, 2), ЕК (1–3); *I. whitei* (Berk. & Broome) Sacc. W.G. Sm. – VII–IX, яд., ЕПР (1); **Rozites caperatus** (Pers.) P. Karst. (= *Cortinarius caperatus* (Pers.) Fr.) – VIII–IX, съед., ЕПР (1, 2).

Entolomataceae Kotlaba & Pouzar: *Clitopilus prunulus* (Scop.) P. Kumm. VIII–IX, съед., ЕПР (3), ЕК (3); **Entoloma rhodopolium** (Fr.) P. Kumm. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 2).

Hygrophoraceae Lotsy: *Hygrophorus olivaceoalbus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПП (1–3); *H. piceae* Kühner – VIII–IX, несъед., ЕПП (2).

Tricholomataceae R. Heim ex Pousar: *Clitocybe odora* (Bull.) P. Kumm. – VII–IX, несъед., ЕПП (1, 2), ЕК (1–3); *Collybia butyracea* var. *asema* (Fr.) Cetto – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *C. butyracea* var. *butyracea* (Bull.) Fr. – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *Laccaria bicolor* (Maire) P.D. Orton – VI–VIII, съед., ЕПП (2, 3); *L. laccata* (Scop.) Cooke – VI–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *L. proxima* (Boud.) Pat. – VIII, съед., ЕПП (3); *Lepista nebularis* (Batsch) Harmaja (= *Clitocybe nebularis* (Batsch) P. Kumm.) – VIII–IX, съед., ЕПП (3); *Tricholoma album* (Schaeff.) P. Kumm. – VIII, несъед., ЕПП (3); *T. fulvum* (Fr.) Bigeard & H. Guill. – VIII, несъед., ЕК (3); *T. inamoenum* (Fr.) Gillet – VIII–IX, несъед., ЕПП (1, 2); *T. lascivum* (Fr.) Gillet – VIII, несъед., ЕПП (1–3), ЕК (1, 3).

BOLETALES J.-E. Gilbert

Boletaceae Chevall.: *Boletus edulis* Bull. – VII–IX, съед., ЕПП (1, 3), ЕК (1, 3); *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille – VIII–IX, несъед., ЕПП (1, 3), ЕК (1, 3); *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray – VII–VIII, съед., ЕК (1); *L. scabrum* (Bull.) Gray – VI–IX, съед., ЕПП (1, 3), ЕК (1, 3); *L. variicolor* Watling – VII–IX, съед., ЕПП (1); *L. versipelle* (Fr. & Hök) Snell – VIII–IX, съед., ЕПП (3), ЕК (1, 2); *Suillus bovinus* (L.) Roussel – VIII–IX, съед., ЕПП (1); *S. luteus* (L.) Roussel – VI–VIII, съед., ЕПП (1); *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst. – VIII, несъед., ЕПП (1–3), ЕК (1, 3); *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quéf. (= *Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara) – VII–IX, съед., ЕК (3); *X. rubellus* (Krombh.) Quéf. (= *Hortiboletus rubellus* (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gelardi) – VIII–IX, съед., ЕПП (1, 3), ЕК (1, 3); *X. subtomentosus* (L.) Quéf. – VI–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1, 3).

Gomphidiaceae Maire ex Jülich: *Chroogomphus rutilus* (Schaeff.) O.K. Mill. – VI–IX, съед., ЕПП (1).

Paxillaceae Lotsy: *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. – VIII–IX, яд., ЕПП (1–3), ЕК (1, 2).

RUSSULALES Kreisel ex Kirk et al.

Russulaceae Lotsy: *Lactarius aurantiacus* (Pers.) Gray – VIII, съед., ЕПП (3); *L. camphoratus* (Bull.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПП (2, 3), ЕК (3); *L. deterrimus* Gröger – VIII, съед., ЕПП (1, 3), ЕК (1); *L. flexuosus* (Pers.) Gray (= *L. zonarius* (Bull.) Fr.) – VII–VIII, съед., ЕПП (1, 2), ЕК (1, 3); *L. fuliginosus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПП (3); *L. glyciosmus* (Fr.) Fr. – VII–IX, несъед., ЕПП (1–3), ЕК (2); *L. lignyotus* Fr. – VII–VIII, несъед., ЕПП (1–3); *L. necator* (Bull.) Pers. – VIII–IX, съед., ЕПП (1, 2), ЕК (1, 3); *L. rufus* (Scop.) Fr. – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1); *L. theiogalus* (Bull.) Gray (= *L. tabidus* Fr.) – VIII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *L. torminosus* (Schaeff.) Pers. – VIII–IX, съед., ЕПП (1), ЕК (1); *L. trivialis* (Fr.) Fr. – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1, 3); *L. vietus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *Russula acrifolia* Romagn. – VIII–IX, съед., ЕПП (2, 3); *R. aeruginea* Lindbl. ex Fr. – VII–VIII, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1); *R. atropurpurea* (Krombh.) Britzelm. – VII–IX, несъед., ЕПП (1–3); *R. betularum* Hora – VIII–IX, несъед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *R. chamaeleontina* (Lasch) Fr. (= *Russula risigallina* (Batsch) Sacc.) – VII–IX, съед., ЕПП (1), ЕК (1–3); *R. claroflava* Grove – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *R. consobrina* (Fr.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПП (1); *R. decolorans* (Fr.) Fr. – VII–VIII, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1, 2); *R. delica* Fr. – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1); *R. elaeodes* (Bres.) Bon (= *R. clavipes* Velen.) – VIII–IX, съед., ЕПП (1–3); *R. emeticolor* (Jul. Schäff.) Singer – VII–VIII, съед., ЕПП (2, 3), ЕК (1, 2); *R. foetens* Pers. – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (3); *R. fragilis* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *R. grisea* Fr. – VII–VIII, съед., ЕПП (1, 3); *R. integra* (L.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПП (1–3); *R. laurocerasi* Melzer – VIII, съед., ЕПП (2); *R. mustelina* Fr. – VIII, съед., ЕПП (1, 2), ЕК (1); *R. lutea* (Huds.: Fr.) Gray – VII–VIII, съед., ЕПП (1); *R. nauseosa* (Pers.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПП (2, 3), ЕК (1, 2); *R. ochroleuca* Fr. – VII–IX, съед., ЕПП (3), ЕК (1, 2); *R. puellaris* Fr. – VII–IX, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1–3); *R. queletii* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПП (1); *R. vesca* Fr. – VII–VIII, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1); *R. vinosa* Lindblad – VIII, съед., ЕПП (1–3); *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr. – VII–VIII, съед., ЕПП (1–3), ЕК (1, 3).

Анализ таксономической структуры эктомикоризных грибов

В исследуемых еловых лесах за все время наблюдений (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) выявлено 336 видов и внутривидовых таксонов агариикоидных базидиомицетов, 139 из которых являются микоризообразователями, входящими в состав 23 родов и 9 семейств (табл. 1).

Эктомикоризные грибы в исследуемых биогеоценозах являются преобладающей экологотрофической группой, к которой относится 37.4 (ельник кисличный) – 43.5% (ельник приручевой) всех выявленных видов агариикоидных грибов. Преобладание микоризообразователей в составе микобиоты характерно для всей лесной зоны Голарктики. Видовой состав микоризообразователей в целом за все периоды наблюдений (1975–2012 гг.) ельника приручевого достиг 124 видов (24 рода, 9 семейств), а ельника кисличного – 80 видов (18 родов, 7 семейств). По периодам число видов микоризообразователей варьируется, что вероятно связано с цикличностью образования плодовых тел эктомикоризных грибов. В третий период наблюдений впервые в еловых лесах обнаружено 30 видов микоризообразователей, из числа которых 4 вида оказались новыми для Пермского края: *Cortinarius atropusillus*, *C. leucopus*, *C. torvus*, *C. tubulipes*.

Таксономический состав эктомикорризных грибов еловых лесов
[Taxonomic composition of ectomycorrhizal fungi of spruce forests]

Семейство (число родов/видов)	Роды (число видов)	Ельник приручьевой	Ельник кисличный
<i>Amanitaceae</i> (1/9)	<i>Amanita</i> (9)	9	7
<i>Cortinariaceae</i> (4/63)	<i>Cortinarius</i> (43), <i>Hebeloma</i> (6), <i>Inocybe</i> (13), <i>Rozites</i> (1)	52	30
<i>Entolomataceae</i> (2/2)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (1)	2	2
<i>Tricholomataceae</i> (5/11)	<i>Clitocybe</i> (1), <i>Collybia</i> (2), <i>Laccaria</i> (3), <i>Lepista</i> (1), <i>Tricholoma</i> (4)	10	6
<i>Hygrophoraceae</i> (1/2)	<i>Hygrophorus</i> (2)	2	–
<i>Boletaceae</i> (6/12)	<i>Boletus</i> (1), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Leccinum</i> (4), <i>Suillus</i> (2), <i>Tylopilus</i> (1), <i>Xerocomus</i> (3)	9	9
<i>Gomphidiaceae</i> (1/1)	<i>Chroogomphus</i> (1)	1	–
<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)	1	1
<i>Russulaceae</i> (2/38)	<i>Lactarius</i> (13), <i>Russula</i> (25)	38	25
9 семейств	23 рода (139 видов)	124	80

Ведущими по числу видов в исследуемых биогеоценозах оказались сем.: *Cortinariaceae* (37.5–41.9%), *Russulaceae* (30.6–31.3%), *Tricholomataceae* (7.5–8.1%), *Amanitaceae* (7.3–8.8%) и *Boletaceae* (7.3–11.3%) к которым относится 95.2–96.4% всех выявленных микоризообразователей (рис. 1). Остальные семейства включали менее одного процента видов микоризных грибов. Наиболее крупными родами по числу видов эктомикорризных грибов являются: *Cortinarius* (9.8–11.6% видов), *Russula* (7.0–8.8%), *Lactarius* (4.6–4.7%) и *Inocybe* (2.3–4.2%), что характерно для лесных ценозов подзоны южной тайги.

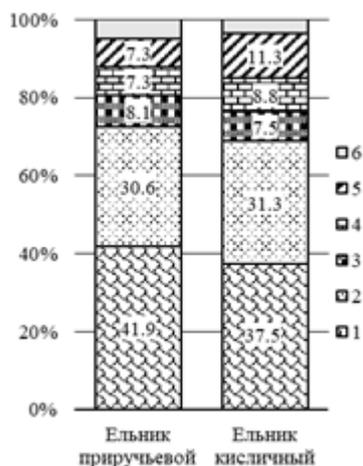


Рис. 1. Соотношение ведущих семейств эктомикорризных грибов в исследуемых биогеоценозах за все время наблюдений (в процентах от общего числа видов микоризообразователей за 1975–2012 гг. для каждого из ценозов):

1 – *Cortinariaceae*; 2 – *Russulaceae*; 3 – *Tricholomataceae*; 4 – *Amanitaceae*; 5 – *Boletaceae*; 6 – остальные семейства

[The ratio of the leading families of ectomycorrhizal fungi in the investigate biogeocenoses for the entire time of observations (as a percentage of the total number of mycorrhizal species for 1975–2012 for each of the cenoses):

1 – *Cortinariaceae*; 2 – *Russulaceae*; 3 – *Tricholomataceae*; 4 – *Amanitaceae*; 5 – *Boletaceae*; 6 – other families]

Наличие или отсутствие базидиом эктомикорризных грибов может зависеть от различных факторов, поэтому в ходе ежегодных наблюдений выявляется только часть реально существующих в экосистеме видов грибов [Новожилов и др., 2016]. В связи с этим, все обнаруженные виды микоризообразователей в еловых лесах включались в общий список. В результате отмечено увеличение скрытого видового разнообразия микоризных грибов по годам наблюдений, хотя ежегодно выявляемое число видов сократилось во втором периоде наблюдений, а к концу третьего периода вновь увеличилось (рис. 2).

Под скрытым разнообразием понимается, что в зависимости от различных факторов грибы периодически формируют свои базидиомы, поэтому некоторые виды грибов не встречаются на учетной площади, хотя мицелий, вероятно, существует и при благоприятных условиях вновь формирует плодовые тела. Например, в 2010 г. в ельнике приручьевом базидиомы формировали всего лишь 24 вида микоризообразователей, а в целом к этому году в нем было обнаружено 107 видов. Кривые накопления выявляемого разнообразия эктомикорризных грибов в еловых лесах линейные, сохраняют восходящий тренд. В ельнике приручьевом по годам наблюдений наименьшее число эктомикорризных грибов зафиксировано в 2010 г. (24 вида), а наибольшее – в 2012 г. (75). В ельнике кисличном наименьшее число микоризообразователей зафиксировано в 2010 г. (10 видов), а наибольшее – в 1977 и 2012 гг. (46). Следовательно, появление базидиом эктомикорризных грибов в исследуемых биогеоценозах имеет волнообразный характер.

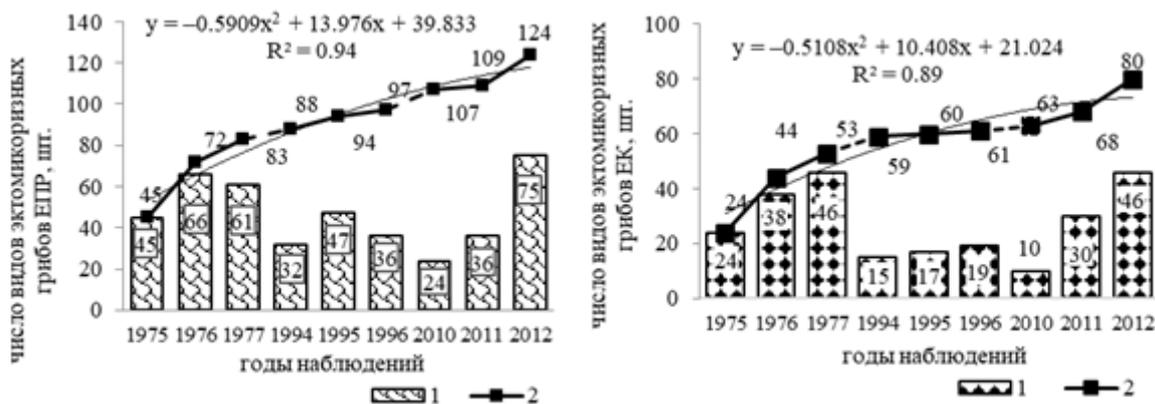


Рис. 2. Изменение видового разнообразия эктомикорризных грибов в исследуемых биогеоценозах по годам наблюдений:

ЕПП – ельник приручьевой; ЕК – ельник кисличный; 1 – число видов эктомикорризных грибов за год наблюдений; 2 – общее выявленное разнообразие эктомикорризных грибов

[Changes in the species diversity of ectomycorrhizal fungi in the investigate biogeocoenoses by years of observation: ЕПП – spruce forest at the brook; ЕК – sorrel spruce forest; 1 – the number of ectomycorrhizal fungi species per year of observations; 2 – the total revealed diversity of ectomycorrhizal fungi]

В исследованных еловых лесах за 9 лет наблюдений большинство видов (72.6–75.0%) обнаруживалось от 2 до 9 раз, с разными интервалами, что подтверждает гипотезу о наличии мицелиального континуума во времени. Некоторые виды эктомикорризных грибов (2–3%) были постоянными и встречались ежегодно. Как в ельнике приручьевом так и в кисличном, к ним относились *Laccaria laccata* и *Lactarius theiogalus*. Часть видов (25.0–27.4%) выявлена только один раз, в какой-либо сезон (рис. 3).

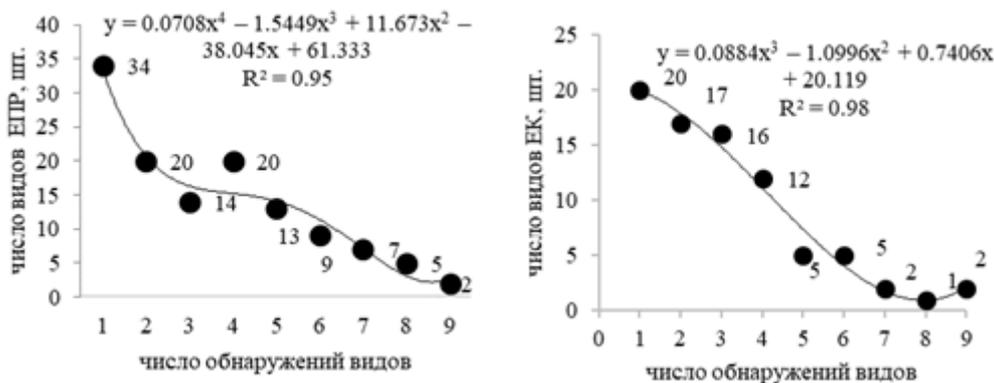


Рис. 3. Частота выявления видов эктомикорризных грибов в исследуемых биогеоценозах:

ЕПП – ельник приручьевой; ЕК – ельник кисличный

[Frequency of detection of ectomycorrhizal fungi species in the investigate biogeocoenoses:

ЕПП – spruce forest at the brook; ЕК – sorrel spruce forest]

Вычислив индексы общности по видовому разнообразию эктомикорризных грибов в разные периоды, мы установили, насколько интенсивно произошло изменение биоты эктомикорризных грибов. В отличие от растений-хозяев, видовой состав которых практически остался прежним (за 1975–2012 гг.), биота эктомикорризных грибов подвергалась значительным изменениям по периодам исследования (табл. 2).

Индексы общности (по Жаккару: $J \times 100$) по грибам между периодами колебались от 32 до 52. Наиболее стабильным во времени оказался видовой состав микоризообразователей ельника приручьевого ($J_{I-II} = 52$, $J_{II-III} = 46$, $J_{I-III} = 47$), а менее стабильным – видовой состав грибов ельника кисличного ($J_{I-II} = 39$, $J_{II-III} = 32$, $J_{I-III} = 46$). Появление базидиом эктомикорризных грибов в климаксных сообществах не отличается стабильностью и зависит в большей степени не от растения-хозяина, а от внешних факторов. С течением времени общее (скрытое) биоразнообразие увеличивается. При сравнении эктомикорризных грибов между исследуемыми биогеоценозами выявлено сходство их видового состава. Коэффициенты Жаккара по микоризообразователям между ценозами по периодам наблюдений варьировали от 28 до 45 ($J_I = 45$, $J_{II} = 28$, $J_{III} = 34$).

Число видов микоризообразователей и коэффициенты сходства по видовому составу по периодам наблюдений в исследуемых биогеоценозах
[Number of mycorrhizal fungi species and similarity coefficients by species composition by observation periods in the investigate biogeocenoses]

Ельник приручьевой				Ельник кисличный			
периоды			за все периоды	периоды			за все периоды
I	II	III		I	II	III	
число видов грибов							
83	64	91	124	53	32	39	80
коэффициенты сходства по видовому составу грибов по Жаккару ($J \times 100$)							
I-II	II-III	I-III		I-II	II-III	I-III	
52	46	47		39	32	46	

Примечание: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг.

В целом, за все периоды наблюдений коэффициент сходства между исследуемыми ценозами был довольно высоким ($J = 47$). Следовательно, по мере выявления новых видов эктомикоризных грибов увеличивается число их общих видов, т. е. происходит сближение биогеоценозов по скрытому видовому разнообразию грибов. Таким образом, видовое сходство микоризообразователей между исследуемыми сообществами составляло почти 50%, несмотря на разное число видов и разные экологические условия.

Доминирующие виды эктомикоризных грибов

Доминирующие виды грибов характеризуются наибольшими показателями по числу и биомассе базидиом в биогеоценозе, поэтому данные характеристики биоты могут рассматриваться в качестве индикаторов экосистемной роли различных видов. Образование базидиом у грибов может быть связано с различными факторами: температурой, влажностью воздуха и почвы, метеорологическими условиями, и др. В благоприятных условиях грибы массово формируют базидиомы. Виды доминирующих грибов как по числу, так и по биомассе базидиом определялись по результатам сбора грибов, собранных в течение августа, в период массового «плодоношения» практически всех видов грибов. В каждом исследуемом биогеоценозе доминирующие виды грибов, как по числу, так и по биомассе базидиом, создают свой «микологический облик».

В еловых лесах число доминирующих видов эктомикоризных грибов как по числу базидиом, так и по биомассе базидиом значительно варьировало (табл. 3). Их доля в составе биоты всех микоризообразователей составляла более 50%.

В ельнике приручевом за три периода наблюдений доминантами по числу базидиом являлись 9 видов грибов, а по биомассе базидиом – 10 видов. В ельнике кисличном за все время исследований выявлено 9 видов эктомикоризных грибов, доминирующих по числу базидиом и 12 видов – по биомассе базидиом. В разные периоды доминировали: *Boletus edulis*, *Collybia asema*, *Cortinarius brunneus*, *Laccaria lac-cata*, *Lactarius theiogalus*, *Leccinum scabrum*, *Paxillus involutus*, *Russula claroflava*, *R. ochroleuca*, *R. xerampelina* и некоторые другие. Видовой состав доминантов к III периоду наблюдений существенно изменяется. В большей степени это касается доминантов по биомассе. Индексы общности, вычисленные для доминантов разных периодов исследования по числу базидиом, варьировали от 0 до 50, а по биомассе базидиом колебались от 0 до 33. Сравнивая индексы общности по доминантам с индексами, вычисленными по всему биоразнообразию эктомикоризных грибов, отметим, что индексы по доминантам чаще всего ниже, чем по общему видовому разнообразию микоризообразователей.

«Плодоношение» эктомикоризных грибов

Большое значение при изучении агарикоидных грибов имеют данные об их «урожайности», которые позволяют судить об объеме вторичной продукции биогеоценоза. По сезонам наблюдений, по данным метеостанции г. Добрянки, погодные условия отличались от средних многолетних данных повышенным фоном температур воздуха (относительно нормы) и довольно значительными колебаниями количества осадков. Самыми неблагоприятными для развития грибов следует считать засушливые 1975 г. (средне-месячная температура воздуха ниже нормы на 0.56–0.65 С, а количество осадков за июль–август ниже нормы на 26–31 мм) и 2010 г. (среднемесячная температура воздуха в июле–августе выше нормы на 2.0–3.2 С, а количество осадков в июле ниже нормы на 64 мм, в августе все их количество выпало в конце третьей декады), а также 1994 г., отличающийся большим количеством осадков и пониженными температурами воздуха в июле–августе (среднемесячная температура воздуха ниже нормы на 1.0–2.6 С, а количество осадков за июль–август выше нормы на 27–83 мм).

По годам наблюдений также отмечаются значительные вариации «урожая» грибов, что связано с погодными условиями не только текущего года, но предыдущих лет. Например, резкое увеличение «урожайности» грибов по биомассе и количеству базидиом наблюдалось в 1976 г. после засушливого 1975 г. (рис. 4).

Таблица 3

Число доминантов, их процентные доли в составе биоты эктомикоризных грибов в исследуемых биогеоценозах и коэффициенты сходства по Жаккару ($J \times 100$)

[The number of dominants, their percentage shares in the composition of the biota of ectomycorrhizal fungi in the investigate biogeocenoses and the Jaccard similarity coefficients ($J \times 100$)]

Период	Годы	Ельник приручьевой		Ельник кисличный	
		по числу базидиом	по биомассе	по числу базидиом	по биомассе
число доминирующих видов эктомикоризных грибов по периодам наблюдений					
I	1975–1977	7	4	2	7
II	1994–1996	3	3	4	5
III	2010–2012	2	5	6	4
за все периоды		9	10	9	12
число и биомасса базидиом доминирующих видов эктомикоризных грибов, в процентах от общего числа и биомассы эктомикоризных грибов за период					
I	1975–1977	49.1	46.5	70.0	70.8
II	1994–1996	69.4	49.5	87.1	86.0
III	2010–2012	55.4	66.6	52.4	59.9
за все периоды		63.5	52.4	78.6	73.6
коэффициенты сходства по Жаккару ($J \times 100$)					
сравниваемые периоды	I–II	25	17	50	33
	II–III	25	14	17	0
	I–III	13	0	0	8

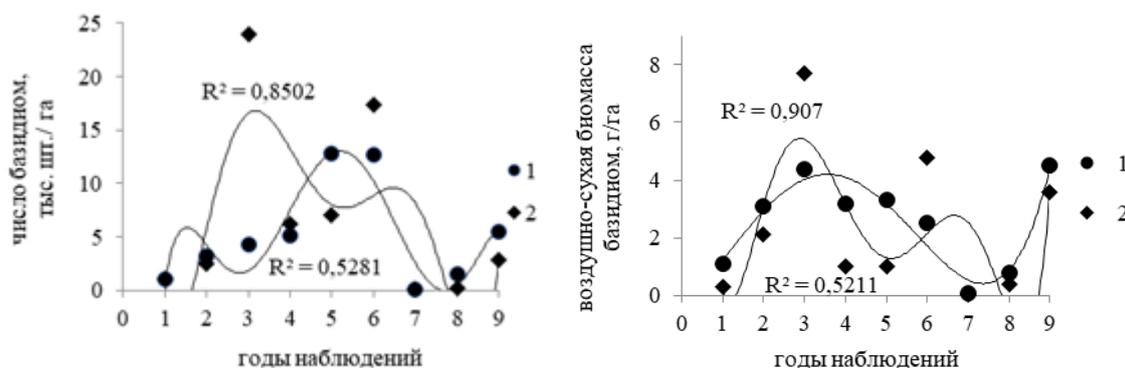


Рис. 4. Динамика числа и биомассы базидиом эктомикоризных грибов в исследуемых ценозах по годам наблюдений:

1 – ельник приручьевой, 2 – ельник кисличный

[Dynamics of the number and biomass of basidiomes of ectomycorrhizal fungi in the studied cenoses by years of observations:

1 – spruce forest at the brook; 2 – sorrel spruce forest]

Максимальные показатели «урожайности» микоризообразователей по числу базидиом в ельнике приручьевом выявлены в 1977, а в ельнике кисличном – в 1996 г. Наибольшая биомасса базидиом эктомикоризных грибов в исследуемых еловых лесах зафиксирована в 1977 г. Самыми «низкоурожайными» были засушливые 1975, 2010, и 2011 гг. Таким образом, по сезонам наблюдений в исследуемых биогеоценозах число и биомасса базидиом эктомикоризных грибов значительно варьируются, что связано с погодными условиями текущего года.

По периодам (сравнение во времени) в исследуемых биогеоценозах число и биомасса базидиом эктомикоризных грибов также варьируются. Во всех биогеоценозах по периодам наблюдений, по числу базидиом максимальные «урожай» выявлены во II период исследований (31 тыс. шт./га в каждом из елн-

ков). В этот период зафиксировано массовое развитие грибов как с крупными плодовыми телами (*Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *Leccinum scabrum*, *Tylopilus felleus* и др.), так и с мелкими (*Laccaria laccata* и др.). По биомассе базидиом максимальные показатели «урожайности» зафиксированы в I (ельник кисличный – 10.1 кг/га) и II периоды (ельник приручьевого – 9.0 кг/га) наблюдений. В целом за все периоды наблюдений наибольшее число базидиом зафиксировано для ельника кисличного (62 тыс. шт./га), а наибольшая биомасса базидиом – для ельника приручьевого (22.8 кг/га). Наименьшие показатели числа и биомассы базидиом в исследуемых биогеоценозах отмечены в III период, что, вероятно, связано с высокими температурами воздуха и низким уровнем осадков в течение периода наблюдений (табл. 4).

Таблица 4

Число и воздушно-сухая биомасса базидиом грибов, значения индексов Шеннона по периодам наблюдений в каждом из биогеоценозов

[Number and air-dry biomass of fungal basidiomes, Shannon indexes values on observations periods in each of the biogeocenoses]

Ельник приручьевого				Ельник кисличный			
периоды			за все периоды	периоды			за все периоды
I	II	III		I	II	III	
число базидиом, шт./га							
9	30	7	46	28	31	3	62
воздушно-сухая биомасса, кг/га							
8.5	9.0	5.3	22.8	10.1	6.7	3.9	20.7
значения индексов Шеннона (H) по числу базидиом							
1.52	0.96	1.17	1.27	0.79	0.77	1.35	0.92
значения индексов Шеннона (H) по биомассе базидиом							
1.34	1.29	1.18	1.54	1.23	0.91	1.16	1.36

Примечание: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг.

Значения индексов Шеннона по числу и биомассе базидиом микоризообразователей (за август) по периодам наблюдений варьировались. Наибольшие их значения как по числу, так и по биомассе базидиом грибов в ельнике приручьевого отмечены в I период. Однако в ельнике кисличном по числу базидиом максимальные их значения отмечены в III период, а по биомассе базидиом – в I период наблюдений. В целом за три периода наблюдений наибольшие значения индексов Шеннона как по числу, так и по биомассе базидиом отмечены в ельнике приручьевого. Следовательно, за все периоды наблюдений биота эктомикоризных грибов ельника приручьевого являлась более разнообразной и ее составляющие наиболее выровнены.

Таким образом, в ельнике приручьевого, по сравнению с ельником кисличным, для большего числа видов эктомикоризных грибов были более благоприятные и разнообразные условия для развития их базидиом, а в ельнике кисличном – лишь для некоторых видов, которые массово появлялись в каждый из периодов исследований.

В изучаемом биогеоценозе по годам наблюдений выявлено немного статистически значимых корреляций характеристик микобиоты эктомикоризных грибов с погодными условиями текущего года. Так, с ростом средней месячной температуры воздуха в июне прослеживается увеличение суммарной биомассы базидиом микоризных грибов в августе ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$) (рис. 5). Средняя температура воздуха и сумма осадков за август не влияет на количество и биомассу базидиом эктомикоризных грибов в разные годы наблюдений.

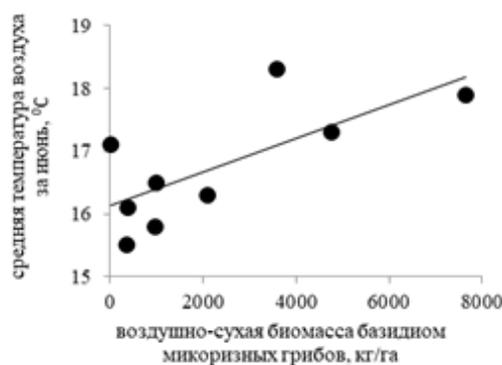


Рис. 5. Диаграмма рассеяния средней температуры воздуха за июнь и воздушно-сухой биомассы базидиом эктомикоризных грибов, кг/га ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$)

[Scatter diagram of average air temperature for June and air-dry biomass of basidiomes of ectomycorrhizal fungi, kg/ha ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$)]

В результате анализа данных по декадам наблюдений (август), т. е. во время учета базидиом, установлено, что метеорологические показатели по декадам августа оказывали слабое влияние на биоту эктомикоризных грибов во всех исследуемых еловых лесах. По декадам исследований были отмечены корреляции только средней силы (r_s от 0.30 до 0.70; или r_s от -0.30 до -0.70 ; при $p < 0.05$), а сильных статистически значимых корреляций по декадам наблюдений не было выявлено во всех исследуемых ценозах (табл. 5).

Таблица 5

Коэффициенты корреляции Спирмена по декадам августа в исследуемых ценозах
[Spearman correlation coefficients on the decades of August in the investigate cenoses]

Характеристики биоты эктомикоризных грибов по декадам августа	Средняя температура воздуха в I декаде августа	Средняя температура воздуха во II декаде августа	Средняя температура воздуха в III декаде августа	Сумма осадков в I декаде августа	Сумма осадков во II декаде августа	Сумма осадков в III декаде августа
ельник приручьевой						
Число базидиом, шт./га	-0.34	-0.41	0.07	0.55	0.26	-0.58
Биомасса базидиом, г/га	0.03	-0.33	-0.07	0.33	0.43	-0.20
ельник кисличный						
Число базидиом, шт./га	-0.29	-0.60	-0.23	0.58	0.10	-0.38
Биомасса базидиом, г/га	-0.07	-0.44	-0.25	0.21	0.09	-0.39

Примечание: жирным цветом отмечены коэффициенты с уровнем статистической значимости $p < 0.05$.

Анализируя пищевую ценность эктомикоризных грибов в еловых лесах, мы выявили, что 69 видов являлись съедобными, они обычно имели крупные плодовые тела. Несъедобными были 60 видов, имеющих небольшие размеры базидиом, либо обладающих неприятным запахом и вкусом. Ядовитых грибов обнаружено 10 видов.

Заключение

В еловых лесах за все время исследований (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) выявлено 139 видов микоризообразователей. Видовой состав эктомикоризных грибов ельника приручьевого достиг 124 видов (24 рода, 9 семейств), а ельника кисличного – 80 видов (18 родов, 7 семейств). Лидирующими по числу видов эктомикоризных грибов за все время исследований были сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae*, *Amanitaceae* и *Boletaceae*, что характерно для бореальной зоны. Наиболее крупными родами по числу видов грибов являются: *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius* и *Inocybe*, что характерно для лесных ценозов подзоны южной тайги. Новыми для еловых лесов в третий период наблюдений являлись 30 видов эктомикоризных грибов, из них 4 вида оказались новыми для Пермского края.

Видовой состав эктомикоризных грибов с течением времени меняется в большей степени ($J = 32–52$), чем видовой состав сосудистых растений ($J = 69–88$). Во всех исследуемых сообществах в течение трех периодов наблюдений большинство видов (от 72.6 до 75.0%) встречалось от 2 до 9 раз с разными интервалами, что подтверждает гипотезу о наличии мицелиального континуума во времени. Некоторые виды эктомикоризных грибов (2–3%) были постоянными и встречались ежегодно. Следовательно, для выявления всех видов грибов необходимы длительные и стационарные наблюдения. По мере обнаружения новых видов эктомикоризных грибов между биогеоценозами происходит сближение их видового состава ($J = 47$), что свидетельствует о наличии мицелиального континуума в пространстве.

В еловых лесах по периодам наблюдений число доминирующих видов эктомикоризных грибов варьировало как по числу базидиом (от 2 до 7 видов), так и по биомассе базидиом (от 3 до 7 видов). Их доля в составе биоты всех микоризообразователей за все время наблюдений всегда составляла более 50% как по числу, так и по биомассе базидиом. Видовой состав доминантов по периодам наблюдений как по числу ($J = 0–50$), так и по биомассе базидиом ($J = 0–33$) подвергался большей трансформации, в отличие от всей биоты эктомикоризных грибов.

Продуктивность эктомикоризных агарикоидных грибов в исследуемых ценозах различается по годам наблюдений и зависит от изменения погодных условий текущего года. В целом за все периоды наблюдений наибольшее число базидиом зафиксировано для ельника кисличного, а наибольшая биомасса базидиом – для ельника приручьевого. Для биоты эктомикоризных грибов как по числу, так и по биомассе базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник приручьевой, т. к. биота микоризообразователей ельника приручьевого была более разнообразна и ее составляющие наиболее вы-

ровнены ($H = 1.27; 1.54$). Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в июне благоприятствует «плодоношению» эктомикоризных грибов в августе ($r_s = 0.67; p < 0.05$). Средняя месячная температура воздуха и сумма осадков за август по годам наблюдений в рамках нашего исследования не влияет на «продуктивность» микоризообразователей данных ценозов.

Среди 139 видов эктомикоризных грибов, выявленных в еловых лесах 69 являются съедобными, 60 – несъедобны, и 10 – ядовиты.

Список источников

1. Воронина Е.Ю. Симбиотрофные макромицеты и эктомикоризы основных пород в сложных ельниках на территории лесного массива Звенигородской биологической станции Московского государственного университета // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 3. С. 10–18. EDN: MPTUFX.
2. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
3. Иванов А.И. Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок Boletales. Пенза, 2014. 178 с. ISBN: 978-5-94338-660-2. EDN: VYHVNX.
4. Иванов А.И. Плодоношение агарикомицетов (Agaricomycetes) в природных сообществах Пензенской области в связи с циклами солнечной активности и погодными условиями // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, вып. 4. С. 219–229. EDN: WHJOFH.
5. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминых и др.; под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с. ISBN: 5-93824-074-3. EDN: VYCNOF.
6. Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314. EDN: TZNLZV.
7. Леонтьев Д.В. Флористический анализ в микологии. Харьков: ПП РанокНТ, 2008. 110 с.
8. Морозова О.В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с. EDN: QDXDZT.
9. Новожилов Ю.К. и др. Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы // Биосфера. 2016. Т. 8, № 2. С. 202–215. EDN: WKNRHP.
10. Переведенцева Л.Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с. EDN: NLOSAD.
11. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
12. Смит С.Э., Рид Д.Дж. Микоризный симбиоз. М.: КМК, 2012. 776 с. ISBN: 978-5-87317-861-2. EDN: QKVAWZ.
13. Столярская М.В., Коваленко А.Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1. Макромицеты: аннотированные списки видов. СПб, 1996. 59 с.
14. Сукачев В.Н., Зонн Е.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
15. Трухачева Н.В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. 384 с. ISBN: 978-5-9704-2133-8. EDN: THVXOF.
16. Фомина Е.А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Карельского перешейка (Ленинградская область). Видовое разнообразие // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 1. С. 43–51.
17. Фомина Е.А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 22 с. EDN: QDBOYL.
18. Шишигин А.С. Мониторинг агарикоидных базидиомицетов в некоторых типах коренных и производных лесов подзоны южной тайги (Пермский край): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2021. 20 с.
19. Шубин В.И. Значение симбиоза и содержания в почве азота для плодоношения эктомикоризных грибов. I. Значение симбиоза // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, вып. 2. С. 130–136. EDN: OJARAJ.
20. Шубин В.И. О плодоношении эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 29–32. EDN: KJVPLX.
21. Bochs G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. Bd. 80, № 1. S. 1–100.
22. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Change in the Structure and Productivity of the Biota of Agaricoid Basidiomycetes According to the Results of Long-Term Monitoring in Pine Forests of Perm Oblast (Southern Taiga Subzone) // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, Iss. 5. P. 600–609. DOI: 10.1134/S1995425518050050. EDN: YHYMHO.

23. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Monitoring the structure and productivity of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests of the subzone of the southern taiga of the Perm Krai // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, iss. 6. P. 484–493. DOI: 10.1134/S1995425520060050. EDN: AZSCNY.

24. Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) // Kleine Kryptogamenflora. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York, 1983. 533 s.

25. MycoBank Database [Электронный ресурс]. URL: <http://www.mycobank.org> (дата обращения: 04.01.2025).

26. Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot // Mycological Research. 2001. Vol. 105, № 5. P. 515–523. DOI: 10.1017/S0953756201004154. EDN: FOKYVZ.

27. Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna // Mycological Research. 2003. Vol. 107, № 5. P. 632–640. DOI: 10.1017/S0953756203007767. EDN: FOLFNL.

References

1. Voronina E.Yu. [Symbiotrophic macromycetes and ectomycorrhiza of the main species located in the forest area of the Zvenigorod biological station of Moscow State University]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 38, Iss. 3 (2004): pp. 10-18. (In Russ.).

2. Graig-Smith P. *Količestvennaja ekologija rastenij* [Quantitative ecology of plants]. Moscow, Mir Publ., 1967. 359 p. (In Russ.).

3. Ivanov A.I. *Agarikomicety Privolžskoj vozvyšennosti. Porjadok Boletales* [Agarics of the Volga upland. Order Boletales]. Penza, PPD PSAA Publ., 2014. 178 p. (In Russ.).

4. Ivanov A.I. [The impact of solar magnetic activity cycles and weather conditions on the abundance and diversity of agaricomycetes in natural communities in Penza Region]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 50, Iss. 4 (2016): pp. 219-229. (In Russ.).

5. Ovesnov S.A. (ed.) *Illjustrirovannyj opredelitel rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyy mir Publ., 2007. 743 p. (In Russ.).

6. Kovalenko A. E. [An ecological review of fungi from the orders Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales in the mountain forests of the Central part of the Northwest Caucasus]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 14, Iss. 2 (1980): pp. 300-314. (In Russ.).

7. Leontyev D.V. *Florističeskij analiz v mikologii* [Floristic analysis in mycology]. Kharkiv, PP Ranok-NT Publ., 2008. 110 p. (In Russ.).

8. Morozova O.V. *Agarikoidnye bazidiomicety podzony južnoj tajgi Leningradskoj oblasti. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Agaricoid basidiomycetes of the southern taiga subzone of the Leningrad Region. Abstract PhD]. St-Peterburg, 2001. 27 p. (In Russ.).

9. Novozhilov Yu.K. et al. [Hidden diversity of fungi and funguslike protists in natural ecosystems: problems and prospects]. *Biosfera*. V. 8, No. 2 (2016): pp. 202-212. (In Russ.).

10. Perevedentseva L.G. *Biota i ekologija agarikoidnych bazidiomicetov Permskoj oblasti. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Biota and ecology of agaricoid basidiomycetes of Perm region. Abstract Doct. Diss.]. Moscow, 1999. 48 p. (In Russ.).

11. Selivanov I.A. *Mikosimbiotrofizm kak forma konsortivnyh svjazej v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Sojuza* [Mycosymbiotrophism as a form of consortial relationships in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 231 p. (In Russ.).

12. Smith S.E., Read D.J. *Mikoriznyj simbioz* [Mycorrhizal Symbiosis]. Moscow, KMK Publ., 2012. 776 p. (In Russ.).

13. Stolyarskaya M.V., Kovalenko A.E. *Griby Nižnesvirskogo zapovednika. Vyp. 1. Makromicety: annotirovannye spiski vidov* [Mushrooms of Nizhnesvirsky reserve. V. 1. Macromycetes: annotated checklist]. St-Peterburg, 1996. 59 p. (In Russ.).

14. Sukachev V.N., Zonn E.V. *Metodičeskie ukazanija k izučeniju tipov lesa* [Methodical manual to the study of forest types]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 144 p. (In Russ.).

15. Trukhacheva N.V. *Matematičeskaja statistika v medicino-biologičeskich issledovanijach s primeneniem paketa Statistica* [Mathematical statistics in biomedical research using the Statistica package]. Moscow, GE-OTAR-Media Publ., 2013. 384 p. (In Russ.).

16. Fomina E.A. [Ectomycorrhizal fungi of spruce forests of the Karelian Isthmus (Leningrad Region). Species diversity] *Mikologija i fitopatologija*. V. 35, Iss. 1 (2001): pp. 43-51. (In Russ.).

17. Fomina E.A. *Ektomikoriznye griby elovych lesov Leningradskoj oblasti: avtoref. diss. cand. biol. nauk* [Ectomycorrhizal fungi of spruce forests of the Leningrad region. Abstract PhD]. St-Peterburg, 2000. 22 p. (In Russ.).

18. Shishigin A.S. *Monitoring agarikoidnykh bazidiomicetov v nekotorykh tipakh korenykh i proizvodnykh lesov podzony južnoj tajgi (Permskij kraj): avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Monitoring of agaricoid basidiomycetes in some types of primary and secondary forests of the southern taiga subzone (Perm Krai). Abstract PhD]. Moscow, 2021. 20 p. (In Russ.).
19. Shubin V.I. [The Importance of Symbiosis and Nitrogen Content in Soil for Fruiting of Ectomycorrhizal Fungi. I. The Importance of Symbiosis]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 44, Iss. 2 (2010): pp. 130-136. (In Russ.).
20. Shubin V.I. [On fruiting of ectomycorrhizal fungi]. *Chvojnye boreal'noj zony*. V. 26, No. 1 (2009): pp. 29-32. (In Russ.).
21. Bochs G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary. *Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. Bd. 80, No. 1 (1960): pp. 1-100.
22. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Change in the Structure and Productivity of the Biota of Agaricoid Basidiomycetes According to the Results of Long-Term Monitoring in Pine Forests of Perm Oblast (Southern Taiga Subzone). *Contemporary Problems of Ecology*. V. 11, Iss. 5 (2018): pp. 600-609.
23. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Monitoring the structure and productivity of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests of the subzone of the southern taiga of the Perm Krai. *Contemporary Problems of Ecology*. V. 13, Iss. 6 (2020): pp. 484-493.
24. Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). *Kleine Kryptogamenflora*. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York, 1983. 533 S.
25. MycoBank Database. Available at: <http://www.mycobank.org> (accessed 04.01.2025).
26. Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycological Research*. V. 105, No. 5 (2001): pp. 515-523.
27. Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna. *Mycological Research*. V. 107, No. 5 (2003): pp. 632-640.

Статья поступила в редакцию 13.01.2025; одобрена после рецензирования 30.01.2025; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 13.01.2025; approved after reviewing 30.01.2025; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

А. С. Шишигин – канд. биол. наук, доцент кафедры анатомии, физиологии, химии и безопасности жизнедеятельности;

В. С. Боталов – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и генетики растений.

Information about the authors

A. S. Shishigin – candidate of biological sciences, associate professor of the Department of anatomy, physiology, chemistry and life safety;

V. S. Botalov – candidate of biological sciences, associate professor of the Department of botany and genetics of plants.

Вклад авторов:

Шишигин А. С. – сбор и обработка материала; определение грибов; написание исходного текста.

Боталов В. С. – сбор материала; доработка текста.

Contribution of the authors:

Shishigin A. S. – collection and processing of material; identification of mushrooms; writing of the original text.

Botalov V. S. – collection of material; revision of the text.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.